Matthes D. *Sessile* Ciliaten und ihre Adaptationen an die symphorionte Lebensweise // Zool.Anz. – 1974.— **192**, N 3/4.— S. 153—164.
Nachtigal W. Uber Kinematik, Dynamik und Energetik des Schwimmens einheimischer Dytisciden // Z. vergl. Physiol.— 1960.— **43**.— S.48—118.
Rieder J. Biologische und okologische Untersuchungen an Susswasser-Suktorien // Arch. Naturgesch.— 1936.— **5**.— S. 137—214.
Silvester N. R., Sleigh M.A. The forces on microorganisms at surfaces in flowing water // Freshwater Biol.— 1985.— **15**.— P. 433—448.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)
Институт гидромеханики НАН Украины
(252057 Киев)
Получено 30.08.94

УДК 595.121

В. П. Шарпило, В. В. Корнюшин

ЛОКОМОТОРНАЯ АКТИВНОСТЬ ЗРЕЛЫХ ЧЛЕНИКОВ ЦЕСТОД ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ И ОСОБЕННОСТИ РАССЕИВАНИЯ ИМИ ЯИЦ

Локомоторна активність зрілих члеників цестод у зовнішньому середовищі і характер розсіювання ними яєць. Шарпило В. П., Корнюшин В. В. — В експерименті і в природних умовах досліджена поведінка і переміщення члеників двох видів цестод — *Mesocestoides lineatus* та *Chapmania tauricollis*. На основі оригінальних та літературних даних проаналізовані особливості розсіювання яєць члениками різних видів цестод, встановлено зв'язок між цим явищем та контингентом проміжних хазяїв.

Ключові слова: цестоди, рухливість члеників, склад проміжних хазяїв.

Locomotory Activity of Mature Cestode Proglottids in External Environment and Egg Dissemination Pattern They Display. Sharpilo V. P., Korniushin V. V. — Behaviour and mobility of two cestode species proglottids — *Mesocestoides lineatus* and *Chapmania tauricollis* have been observed under experiment and natural conditions. An analysis of egg dissemination pattern in different cestode proglottid species is based upon orginal and literary data, a relation between this phenomenon and intermediary host contingent is established.

Key words: cestodes, proglottid mobility, intermediary host contingent.

Среди различных групп цестод, паразитирующих у диких и домашних животных и у человека, есть, как известно, виды, зрелые членики которых, выделившиеся из пищеварительного тракта хозяина, обладают способностью к самостоятельному передвижению и могут не только расползаться по поверхности субстрата из помета, но и (у некоторых видов) подниматься на вертикальные поверхности. Такая локомоторная активность члеников установлена у ряда представителей отряда Cyclophillidea, относящихся к семействам Taeniidae (*Taeniarhynchus saginatus, Taenia hydatigena, T. pisiformis, Echinococcus granulosus, Alveococcus multilocularis, Multiceps multiceps*), Davaineidae (*Davainea proglottina, Skrjabinia cesticillus), Idiogenidae (Chapmania tauricollis*), Dilepididae (*Choanotaenia infundibulum*), Dipylidiidae (*Dipylidium caninum, Joyeuxiella pasqualei*), Paruterinidae (*Cladotaenia* sp.), Mesocestoididae (*Mesocestoides latus, M.lineatus*), Nematotaeniidae (*Nematotaenia tarentolae*). Рассматриваемое явление несомненно распространено шире и присуще, по-видимому, ряду других видов высших цестод, жизненные циклы которых проходят в наземных условиях. Способность члеников к передвижению во внешней среде — важное экологическое приобретение, возникшее в процессе эволюции независимо в разных группах цестод. Ползающие по субстрату членики, транспортируя и рассеивая яйца, способствуют повышению вероятности заражения промежуточных хозяев, повышая надежность и устойчивость паразитарных систем.

В процессе изучения жизненных циклов цестод авторы обратили внимание на подвижность зрелых члеников *Mesocestoides lineatus* — паразита хищных млекопитающих и *Chapmania tauricollis* — паразита страуса нанду и имели воз-

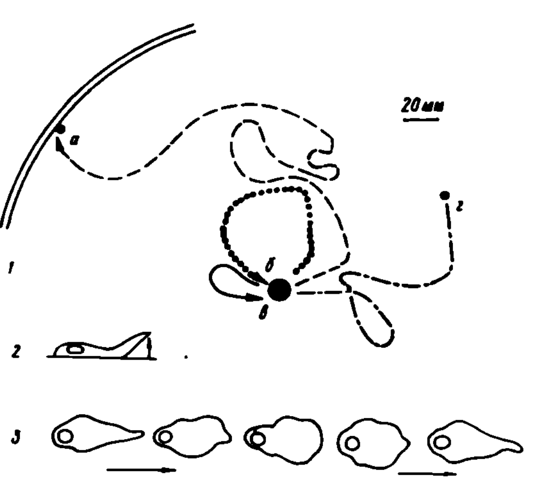


Рис. 1. Подвижность зрелых члеников *Mesocestoides lineatus*: *1* - траектории движения по увлажненной фильтровальной бумаге; *2* - начальная фаза движения членика (вид сбоку) с поднятым передним концом; *3* - последовательные фазы движения членика (вид сверху).

Fig. 1. *Mesocestoides lineatus* mature proglottid mobility: *1* - movement trajectories over wetted filter paper; *2* - initial stage of the movement (lateral view) with erected anterior end; *3* - successive movement stages of a proglottid (superior view).

можность проследить их поведение в эксперименте и в естественных условиях.

Зрелые членики *M. lineatus*, достигающие длины 5—6 мм, были собраны при вскрытии экспериментально зараженного щенка. Для более детального изучения характера их передвижения несколько члеников, извлеченных из содержимого пря-мой кишки собаки, были помещены на увлажненную фильтровальную бумагу в чашку Петри. При комнатной температуре (20°С) и рассеяном солнечном освещении они продолжали достаточно активно двигаться. Движение членика носит червеобразный характер, при этом его передний конец вначале вытягивается, одновременно приподнимаясь под углом 40—45° к субстрату, а затем резко опускается. После этого членик начинает плавно сокращаться, подтягивая задний конец.Такой двигательный цикл занимает 5—7 сек. Движение ненаправленное, сопровождается петлянием и "топтанием" на месте (рис.1). Скорость движения неодинакова у разных члеников. Один из наиболее активно двигавшихся члеников за 20 мин. проделал извилистый путь протяженностью в 14,2 см от центра чашки Петри к ее борту со средней скоростью 7,1 мм/мин. Подвижность члеников сохранялась, постепенно угасая, в течение 35—65 мин. Попыток вползания их на вертикальные поверхности (полоски бумаги, фрагменты листьев, борт чашки) не наблюдали, хотя у другого вида этого рода — M. latus вертикальная миграция выражена в эксперименте вполне отчетливо (Webster,1949).

Наблюдение за передвижением члеников другого вида — *Ch. tauricollis* проводилось в природных условиях, на участке целинной степи заповедника Аскания-Нова (Херсонская обл., Украина), на выгуле, где содержатся страусы. Подвижные членики этих цестод, достигающие 3—5 мм в длину, регистрировались на помете птиц, почве, стеблях и листьях вегетирующих и усохших травянистых растений (Корнюшин, 1989). Как и у M.lineatus, движение их носит червеобразный характер, происходит передним концом вперед, но более медленно. Членики проявляют явно выраженную тенденцию к миграции на вертикальные поверхности. На помете, а также на растениях до высоты 20—25 см можно было видеть в большом числе подсохшие членики этого паразита. Шарообразно расширенный передний конец таких члеников вместе с поддерживающей его короткой ножкой создавали впечатление усеянности субстрата миниатюрными , хорошо видимыми невооруженным глазом "булавочками" желтоватого цвета (рис.2). В наибольшем числе они концентрировались на растениях, в основном листьях зла-

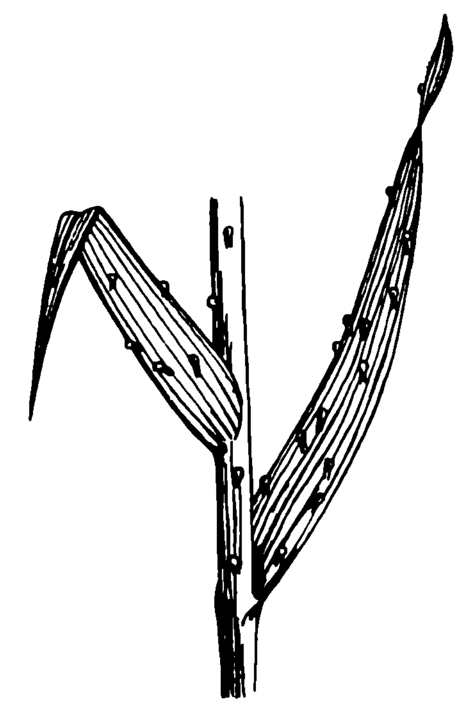


Рис. 2. Подсохшие членики *Chapmania tauricollis*, вползшие на стебель и листья растения.

Fig. 2. Dried *Chapmania tauricollis* proglottids on stem and leaves.

ков, близ скопления помета страусов, где на 1 м² листовой поверхности можно было насчитать до 10 члеников.

Наши наблюдения над проглоттидами других видов цестод (*Dipylidium caninum, Nematotaenia tarentolae, Cladotaenia* sp.) позволяют в основном лишь констатировать их способность к активному передвижению; особенности их движения и поведения остаются неизученными.

Анализируя известные к настоящему времени данные о поведении члеников, обладающих способностью к передвижению во внешней среде, можно прийти к заключению, что у разных видов цестод они ведут себя по-разному. У одних членики перемещаются в основном или только по поверхности помета и не покидают его, у других — расползаются на определенное, иногда довольно значительное расстояние, передвигаясь по субстрату в горизонтальной или вертикальной плоскостях. Членики *T. hydatigena*, например, способны передвигаться по гладкой горизонтальной поверхности на расстояние до 35 см (Студенцов, 1968). Однако их находили и в 90 см от помета. Членики этого вида, как и *T. saginatus, E. granulosus, Ch. infundibulum, Ch. tauricollis, M. latus* и др., могут совершать и вертикальную миграцию (Абуладзе, 1964; Гинецинская, Добровольский, 1978; Корнюшин, 1989; Horsfall, 1937; Webster, 1949 и др.), поднимаясь по стеблям растений на высоту до 20—25 см от земли. Их двигательная активность в значительной степени зависит от температуры среды, влажности, действия прямых солнечных лучей и характера субстрата (Селивестров, 1949).

Целесообразность активного передвижения зрелых члеников во внешней среде, способствующего рассеиванию яиц, вполне очевидна. По характеру рассеивания можно выделить две основные группы цестод. У одной яйца выделяются (выдавливаются) из членика через разрывы матки и покровов, в основном на переднем конце, образуя на субстрате по пути движения “дорожку”. Происходит это в результате попеременного сокращения продольных и поперечных (кольцевых) мышечных пучков; движение продолжается обычно до полного освобождения членика от яиц (Ронжина, 1956 и др.). К числу видов, рассеивающих яйца таким образом относятся большинство представителей сем. Taeniidae и некоторые Davaineidae и Dilepididae. Заражение промежуточных хозяев, которыми у представителей этих семейств служат мышевидные грызуны, зайцеобразные, парнокопытные и некоторые другие растительноядные млекопитающие, а также наземные моллюски и насекомые, происходит обычно при пассивном заглатывании яиц с растительным кормом. У ряда видов тениид, а также *D. caninum* установлен активный выход зрелых члеников через анальное отверстие хозяина в промежутках между актами дефекации.

У другой группы цестод яйца из членика при его движении не выделя-

ются. Это нередко связано и с наличием различного рода яйцевых капсул, как у наблюдавшихся нами члеников *M. lineatus, Ch. tauricollis*, а также у видов *Cladotaenia, Nematotaenia* и др., яйца которых заключены в образованные парутеринным органом капсулы. Расползающиеся членики таких цестод, в отличие от видов, не имеющих капсул, не рассеивают одиночных яиц, а транспортируют и рассредотачивают в пространстве своеобразные их пакеты, чем достигается интенсивное, но дозированное заражение промежуточных хозяев. Такая форма рассеивания яиц свойственна Idiogenidae, Mesocestoididae, Nematotaeniidae и, вероятно, некоторым Dipylidiidae, хотя у дипилидиид, имеющих, подобно *D. caninum* очень мелкие капсулы, содержащие небольшое число яиц, по ходу движения члеников (по наблюдениям Ронжиной (1956) и нашим данным) могут выделяться и яйцевые капсулы. Заражение промежуточных хозяев (имаго и личинки насекомых, клещи, некоторые мелкие виды наземных позвоночных) осуществляется двумя путями. Растительноядные промежуточные хозяева заражаются при пассивном заглатывании члеников, осевших на кормовых растениях и других субстратах. Именно так происходит, по-видимому, заражение насекомых (прямокрылых) идиогонидой *Ch. tauricollis* и мышевидных грызунов парутеринидами *Cladotaenia* spp. Нерастительноядные промежуточные хозяева заражаются, в основном, заглатывая членики, в том числе и активно двигающиеся. Возможно, именно так происходит заражение кладотениями некоторых хищных мелких млекопитающих (землеройки) и пресмыкающихся (ящерицы). Во всяком случае, двигающиеся членики этих цестод, по нашим наблюдениям, явно привлекают внимание ящериц. Установленные случаи спонтанного их заражения ларвоцистами *C. circi* (Шарпило, Корнюшин, 1975) могут быть следствием такого заражения; имеются наблюдения об использовании ящерицей в качестве пищевых объектов подвижных члеников *Joyeuxiella pasqualei* (Joyeux, Baer, 1933). Впрочем, не исключается возможность заражения насекомоядных и рептилий и при пассивном заглатывании члеников с кормовыми объектами — насекомыми или другими членистоногими, если они могут (что вполне вероятно) выполнять роль механических переносчиков.

Следует обратить внимание на определенную корреляцию между подвижностью зрелых члеников во внешней среде и пищевыми связями промежуточных хозяев. Так, например, у *T. saginatus*, паразита человека, у которого членики подвижны и активно покидают фекалии человека, промежуточные хозяева (парнокопытные) не являются копрофагами, в то время как у близкого вида *T. solium*, также являющегося паразитом человека, членики которого неподвижны и остаются в фекалиях, промежуточные хозяева (кабан, домашняя свинья) характеризуются выраженной копрофагией. Такая корреляция может проявляться даже на уровне экологических (гостальных) форм одного вида цестод. В частности, членики свиного штамма *E. granulosus* неподвижны, в то же время у овечьего они активно расползаются из помета дефинитивного хозяина. Уже через 3 часа до 90 % их общего числа оказываются в нескольких сантиметрах от помета, а через 6 ч членики вообще в помете не обнаруживаются (Волощук, 1983).

Способность зрелых члеников других видов цестод, в частности *Ch. infundibulum* и *S. cesticillus*, паразитирующих у кур, к активному движению также определенным образом коррелирует с характером пищевых связей промежуточных хозяев (Заремба, 1987). Членики этих цестод подвижны, однако перемещаются, в основном, по поверхности помета. Рассеиваемые ими яйца заглатываются с пищей промежуточными хозяевами — жуками,

среди которых есть типичные копрофаги, являющиеся, вероятно, облигатными промежуточными хозяевами. В то же время членики таких видов как *Skrjabinia caucasica, Raillietina echinobotrida и R. tetragona*, также паразитов кур, но промежуточными хозяевами которых служат муравьи, по помету не перемещаются. Эти насекомые активно собирают пищевые объекты, в том числе и членики цестод и, по имеющимся наблюдениям (Horsfall,1938), доставляют их в муравейник, где скармливают личинкам.

Хотя подобные корреляции не абсолютны, они могут служить определенным ориентиром при поиске вероятных промежуточных хозяев для тех видов цестод, цикл развития которых остается до сих пор не расшифрованным. Следует учитывать и то, что у цестод с крупными капсулами (у *M. lineatus* до 0,6 мм), содержащими большое количество яиц, промежуточными хозяевами вряд ли могут быть очень мелкие членистоногие, не имеющие возможности заглатывать такие капсулы целиком и обеспечивать развитие большого числа личинок. Кстати, поэтому (как и по другими причинам) представляются маловероятными данные А. П. Солдатовой (1944) об участии в жизненном цикле мезоцестоидат орибатидных клещей. Роль орибатид в качестве промежуточных хозяев цестод известна, однако в основном для видов, не имеющих капсул, либо обладающих многочисленными мелкими капсулами, содержащими единичные яйца.

В связи с отмеченным выше подчеркнем, что особенности поведения члеников, как и характер рассеивания ими яиц, заслуживают специального внимания и дальнейшего изучения в экспериментальных и полевых условиях. Возможность практического приложения описанных наблюдений и закономерностей очевидна для диагностики некоторых видов цестод (двигающиеся — недвигающиеся членики) и, с учетом характера рассеивания яиц, для профилактики цестодозов, имеющих ветеринарное и медицинское значение.

За помощь в подготовке рукописи к печати и оформление рисунков благодарим Т. Р. Сайфетдинова. Работа выполнена в рамках проекта 5.3/95, финансируемого ГКНТ Украины.

Абуладзе К. И. Тениаты — ленточные гельминты животных и человека и вызываемые ими заболевания // Основы цестодологии.— М.: Наука, 1964.— Т.4. — 580 с.

Волощук С. Д. Влияние биологических особенностей свиного штамма эхинококка на эпидемиологию и эпизоотологию эхинококкоза : Автореф.дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1983. — 26 с.

Гинецинская Т.А., Добровольский А. А. Паразитические черви, моллюски и членистоногие // Частная паразитология.— М.: Высш. шк., 1978.— Т. 2. — 292 с.

Заремба И. А. Биология Skrjabinia (S.) caucasica (Petrotschenko et Kireew,1966), эпизоотология и профилактика скрябиниоза кур на Северном Кавказе : Автореф.дис. ... канд. биол. наук.- М., 1987. — 24 с.

Корнюшин В. В. Моногенеи и цестоды — Киев : Наук. думка, 1989. — 252 с. — Фауна Украины; Т.33. Вып.3).

Ронжина Г. И. Пути выделения яиц члениками цестод собак // Тр. Саратов. зоотехн. ин-та.— 1956. — 6.— С.81—84.

Селиверстов П. А. Биология Taenia hydatigena hydatigena и Cysticercus tennicollis // Там же. — 1949.— 3.— С. 87—89.

Солдатова А. П. К изучению цикла развития цестод Mesocestoides lineatus (Goeze,1782), паразитирующих у хищных млекопитающих // Докл. АН СССР.— 1944.— **45**, N 7. — С. 330—332.

Студенцов Ю. К. К эпизоотологии цистицеркоза гидатигенного овец // Материалы к совещ. по борьбе с гельминтозами сельскохозяйственных животных в Чимкенте.— Алма-Ата, 1968.— С.139—142.

Шарпило В. П.,Корнюшин В. В. Пресмыкающиеся — новые промежуточные хозяева представителей рода Cladotaenia Cohn,1901 (Cestoda,Taeniidae) // VIII научн. конф. паразитологов Украины: Тез. докл.— Киев : Наук. думка, 1975.— С.180—181.

Horsfall M. W., Jones M. F. The life-history of Choanotaenia infundibulum,a cestode parasitic in chickens // J.Parasitol.— 1937.— **23**, N 5.— P.435—450.

Horsfall M. W. Observations on the life history of Raillietina echinobothrida and R.tetragona // Ibid. — 1938. — **24**, N 5.— P.409—421.
Joyeux C., Baer J. G. Le re-encapsulement de quelques larves de cestodes // C.r. Acad. Sci. Paris.— 1933.— 197, N 7. — P. 493—495.
Webster Y. D. Fragmentary studies on the life history of the cestode Mesocestoides latus // J. Parasitol.— 1949. — **35**, N 1.— P.83—89.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 05.01.95

УДК 595.713:591.9(252.51+253):574.91(477.4)

М.В.Таращук

О БИОТОПИЧЕСКОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ НОГОХВОСТОК (COLLEMBOLA, ENTOGNATHA) В ОСНОВНЫХ ЛАНДШАФТАХ ЛЕСОСТЕПИ ПРИДНЕПРОВСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ. СООБЩЕНИЕ 1

Про біотопічний розподіл ногохвісток (Collembola, Entognatha) в основних ландшафтах Лісостепу Придніпровської височини. Повідомлення 1. Таращук М. В. — Аналіз біотопічного розподілу ногохвісток.

К л ю ч о в і с л о в а: Collembola, ландшафтний розподіл, Лісостеп, Придніпровська височина, Україна.

On Biotopic Distribution of the Collembola (Entognatha) in Principal Forest-Steppe Landscapes of the Dnieper Highland. Communication 1. Tarashchuk M. V. — An analysis of Collembolan habitat distribution.

K e y w o r d s: Collembola, landscape distribution, Forest-Steppe, Dnieper highland, Ukraine.

Один из обоснователей понятия "лесостепье" как естественноисторической зоны Л.С.Берг (1938) считал ее лишь "мозаикой" лесных и степных сообществ, называя "биологическим нонсенсом" и не признавая специфичности фауны и флоры лесостепи. Частое отрицание самостоятельности лесостепных флористических и фаунистических комплексов связано с интенсивной хозяйственной деятельностью человека, искусственно создающего лесостепные или сходные с ними лесопольные ландшафты на значительных территориях севернее (вырубки) и южнее (посадки и лесополосы) первичной лесостепи. Расселение благодаря этому лесостепных видов в соседние зоны создает впечатление отсутствия типичной лесостепной фауны (Луговой, 1979).

Закономерности биотопического распределения животного мира лесостепи (обзор литературы)

Выявление зональных сообществ для характеристики изучаемой зоны имеет решающее значение, так как именно через них выявляются закономерности функционирования зональной биоты (Чернов, 1975, 1984). В зональных частях ландшафта гидротермические показатели (соотношение прогрева и увлажнения) соответствуют климатическим условиям зоны (для лесостепи такое соотношение максимально сбалансировано по сравнению с другими зонами (Чернов, 1975).

Сопоставив различия животного населения в зональных и интразональных сообществах, определив наличие специфичного зонального ядра и пластичной интразональной части видового комплекса, мы выявим главные закономерности животного мира лесостепи как естественноисторической зоны.

Уникальность лесостепи состоит в сочетании двух типов зональных биогеоценозов — лесных и безлесных, характеризующихся различным микроклиматическим, почвенным, гид-